Diss. Breslau
1882
F. Pax.

BEITRAG ZUR KENNTNISS DES OVULUMS

VON

PRIMULA ELATIOR JACQ. UND OFFICINALIS JACQ.

INAUGURAL-DISSERTATION

WELCHE NEBST BEIGEFÜGTEN THESEN

MIT GENEHMIGUNG DER

PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT DER UNIVERSITÄT BRESLAU

ZUR ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

FREITAG, DEN 17. MÄRZ 1882, MITTAGS 12 UHR

IM MUSIKSAALE DER UNIVERSITÄT

GEGEN DIE HERREN OPPONENTEN

BIBLIOTHEEK RIJKS UNIV. LEIDEN

ALEXANDER BREITFELD, CAND. PHILOS.
GEORG GÜRICH, CAND. PHILOS.

ÖFFENTLICH VERTHEIDIGEN WIRD

FERDINAND PAX.

BRESLAU 1882.
BRESLAUER GENOSSENSCHAFTS-BUCHDRUCKEREI, E. GEN.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543101_0061

SEINEM LIEBEN VATER

IN DANKBARKEIT

GEWIDMET

VOM

VERFASSER.

Einleitung.

Die Entwicklung der Primulaceenblüthe ist schon zu wiederholten Malen beschrieben worden, zuerst von Duchartre[1]), später von Payer[2]) und Cramer[3]). Als Ergänzung ihrer Arbeiten sind die Untersuchungen Pfeffers[4]) über die Entstehung der Blüthen von Lysimachia quadrifolia L. zu betrachten. Pfeffer bestätigt zumeist die Untersuchungen seiner Vorgänger, führt jedoch zu gleicher Zeit alle Organe auf die ersten Zelltheilungen zurück. Er zieht in den Kreis seiner Beobachtungen nur die Kelch-, Blumen- und Staubblätter; die Entwicklung der übrigen Blüthentheile giebt er nicht. Ich habe mich mit der Entwicklungsgeschichte des Pistills der Primulaceen beschäftigt und veröffentliche in vorliegender Arbeit als einen Theil meiner Untersuchungen die histogenetische Entstehung der Ovula von Primula elatior Jacq. und officinalis Jacq.

Das in Folgendem Erwähnte bezieht sich auf Pr. elatior Jacq. und officinalis Jacq., welche anatomisch und entwicklungsgeschichtlich eine vollständige Uebereinstimmung ergaben. Auch die in unsern Gärten als var. calycanthema gezogene Form mit laubblattartig entwickelten Kelchzipfeln zeigte keine Verschiedenheit gegen den Typus von elatior. Einzelne Entwicklungsstadien liegen auch vor von Pr. acaulis L., Auricula L., minima L. u. a.[5])

---

[1]) Observations sur l'organogénie de la fleur. Ann. d. sc. nat. III. sér. vol. II. p. 279.

[2]) Traité d'organogénie comp. de la fleur 1857 p. 611. pl. 153.

[3]) Bildungsabweichungen. Zürich 1864. S. 132.

[4]) Blüthenentwickelung der Primulaceen. Pringsheims Jahrb. VIII. S. 194.

[5]) Die untersuchten Exemplare von P. elatior Jacq. sammelte ich bei Schatzlar in Böhmen, die von minima L. auf dem Riesengebirge. Die anderen Species stammen aus der Cultur.

Entwicklungsgeschichte des Ovulums.

I. Der Ovularhöker.

Die Ovula erscheinen an der freien Centralplacenta zuerst als wellige Erhöhungen, welche sich im Laufe der Entwicklung immer mehr über die Fläche der Placenta erheben, bis sie stumpf conische Zellhügel bilden, welche den Namen Ovularhöker führen.

Die Höhe und der Durchmesser der Basis des Ovularhökers sind sich in diesem Stadium ziemlich gleich. Die fertigen Ovularhöker einer Placenta zeigen unter sich in Betreff der Grösse und Form keine Verschiedenheiten, ebenso wenig wie diese ersten Anlagen auf verschiedenen Placenten derselben Art. Es ist daher nicht anzunehmen, dass die Ovularhöker der beiden heterostylen Formen einen Grössenunterschied zeigen, wie die fertigen Ovula, welche, wie Oliver und Darwin[1]) nachwiesen, in den makrostylen Blüthen von Pr. officinalis Jacq. grösser sind als in den mikrostylen; und zwar konnte ich constatiren, dass in Länge und Breite zugleich der erwähnte Grössenunterschied bei elatior Jacq. und officinalis Jacq. stattfindet. Es gilt das jedoch nur vom Durchschnitt einer grössern Anzahl, denn auch die Ovula einer Form variiren sehr in der Grösse. Bei Pr. minima L. sind die Unterschiede der beiden heterostylen Formen nicht erheblicher, als die Grössen-Variationen innerhalb ein und derselben Form.

[1]) Different forms of flowers. Deutsche Uebersetzung von V. Carus. Stuttgart 1877. S. 15.

Die Ovularhöker erscheinen zuerst an den Theilen der Placenta, welche der Spitze zunächst liegen. Auf geeigneten Längschnitten sieht man auf dieser Entwicklungsstufe die Placenta an der Spitze wellig emporgehoben, während sie an den unteren Theilen eine noch völlig glatte Oberfläche zeigt. Später werden aber auch hier die Ovularhöker in der schon erwähnten Weise sichtbar, indem zu gleicher Zeit die früher erschienenen sich weiter entwickeln. Die relativ ältesten Entwicklungsstadien liegen also an der Spitze, die relativ jüngsten der Basis des Fruchtknotens am nächsten. Die Anlage und erste Entwicklung der Ovula geht daher in basipetaler Richtung vor sich, wie schon früher von Duchartre[1]), Payer[2]) und Cramer[3]) für die Primulaceen angegeben wurde.

Die Theile der Placenta, welche der Basis des Fruchtknotens zugekehrt sind, tragen keine Ovula. Dasselbe gilt von der Spitze der Placenta. Letztere erscheint, wenn die Ovula völlig ausgewachsen sind, gegen die Ovula tragenden Parthien scharf abgesetzt. Während nämlich die tief in den Griffelcanal hineinragende Spitze sehr bald die Theilungen einstellt, erweitert der unter derselben gelegene Theil mehr oder weniger seinen Umfang durch die Ausbildung der Ovula und die Entstehung von Emergenzen zwischen den Ovulis, welche nach Dalmer[4]) der Leitung und vermöge eines Secretes der Ernährung des Pollenschlauches dienen sollen. Diese Emergenzen bestehen aus gewöhnlichem, grosszelligen Parenchymgewebe, welches Stärke enthält; sie werden von einer papillösen Epidermis überzogen, deren Zellen verhältnissmässig sehr gross sind. Die Emergenzen erscheinen in basipetaler Folge an der Placenta zu einer Zeit, wo die Integumente schon weit entwickelt den Nucellus bis zur Hälfte seiner Höhe umfassen; sie sind bei den untersuchten

---

[1]) l. c. p. 286.

[2]) l. c. p. 612.

[3]) l. c. p. 132.

[4]) Ueber die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen. Jena 1880. Inaug.-Diss. — Cfr. Recension von H. Müller in Bot. Ztg. 1881. Sp. 213.

Species in verschiedenem Maasse entwickelt. Am niedrigsten sind sie bei Pr. Auricula L. und minima L.; eine höhere Entwicklung erreichen sie schon bei Pr. elatior Jacq. und officinalis Jacq., und bei Cyclamen persicum Mill. werden die Ovula sogar vom Gewebe der Placenta derart überwallt, dass sie gleichsam in Gruben eingesenkt erscheinen. Ein derartiges Verhalten kannte schon St. Hilaire, indem er sagt[1]):

«et quelquefois même on les voit enfoncés dans le placenta, ainsi que cela a lieu chez les Primulacées et les Myrsinées.»

Mit ihnen zu vergleichen sind etwa die Haare, welche das Ovulum von Amorphophallus Rivieri Dur. und campanulatus Bl. und Richardia africana Kunth[2]) an seiner Ansatzstelle umgeben.

Die Zahl der auf einer Placenta befindlichen Ovula ist eine sehr bedeutende. Dabei stellte es sich heraus, dass die makro- und mikrostylen Blüthen in der Zahl der Ovula einen bemerkenswerthen Unterschied zeigen. Die langgrifflige Form von Pr. officinalis Jacq. trug im Durchschnitt 54 Ovula, die kurzgrifflige Form derselben Art 88, was also ein Verhältniss von 61 : 100 ergiebt. Auch bei Pr. Auricula L. und elatior Jacq. tritt das analoge Verhältniss ein, während Pr. minima L. eine bemerkenswerthe Ausnahme bildet, indem hier die makrostyle Form entschieden mehr Ovula trägt, als die mikrostyle.

Wiewohl dieses bemerkenswerthe Verhalten der beiden heterostylen Formen durch eine Reihe von Untersuchungen als constant nachgewiesen wurde, fand ich doch nirgends eine Angabe hierüber. Nur Darwin[3]) führt uns die interessante Thatsache an, dass die Zahl der producirten Samenkörner in der makrostylen Pflanze von Pr. officinalis Jacq.

---

[1]) Morphologie végétale. Paris 1841. p. 538.

[2]) Cfr. Lakowitz, über die beiden in ihrem anatom. Bau und ihren sonstigen Eigenthümlichkeiten wenig gekannten Araceen: Amorphophallus Rivieri Dur und campanulatus Bl. Diss. Breslau 1881. S. 34.

[3]) l. c. p. 15 u. 39.

kleiner ist als in der mikrostylen Form, und nach Mr. Scott gilt dasselbe für Pr. Auricula L.

» Mr. Scott verglich 10 Pflanzen beider Formen, welche unter ähnlichen Bedingungen wuchsen, und fand, dass, obgleich die langgriffligen Pflanzen mehr Blüthendolden und mehr Kapseln producirten, als die kurzgriffligen, sie doch weniger Samenkörner ergaben, und zwar im Verhältniss von 66 : 100.«

So nahe es nun lag, die beiden heterostylen Formen auf die Zahl der Ovula zu prüfen, so unterliess das Darwin jedoch, indem er andere Erklärungen vorzieht. Doch scheint mir die von ihm mitgetheilte Thatsache durch die oben angeführten Beobachtungen eine Erklärung zu finden, zumal auch das Verhältniss von 61 : 100 sich der Verhältnisszahl, welche Scott angiebt, ziemlich annähert. Diese Erklärung wäre die einfachste und besässe deshalb die grösste Wahrscheinlichkeit. Der Fall bleibt freilich möglich, dass bei der makrostylen Pflanze bei der Befruchtung noch andere Umstände mitwirken.

Duchartre[1]) schreibt den Primulaceen eine spiralige Anordnung der Ovula zu, und A. Braun[2]) lässt dieselben ebenfalls in Spiralen oder regelmässig abwechselnden Quirlen entstehen, wogegen Van Tieghem[3]) jede regelmässige Anordnung der Ovula diesen Pflanzen abspricht. Bei Pr. Auricula L., elatior Jacq. und officinalis Jacq. ergaben sich (in den meisten Fällen deutlich erkennbar) linksläufige Spiralen (im Sinne Eichlers), von denen jeder Umlauf die einzelnen Ovula alternirend mit denen der vorangehenden Windung enthält. Die Zahl der Umläufe beträgt 4 bis 5.

Warming[4]) lässt in seiner klassischen Arbeit »De l'ovule« den Ovularhöker durch »tangentiale« Theilung von Zellen entstehen, welche unter dem Dermatogen gelegen sind, und schreibt den einzelnen Pflanzen bestimmte Zellschichten

---

[1]) l. c. p. 286.

[2]) Bot. Verein für die Provinz Brandenburg 1874. S. 49.

[3]) Structure du pistil des Primulacées. Ann. d. sc. nat. V. sér. vol. XII. p. 335.

[4]) Ann. d. sc. nat. VI. sér. vol. V. p. 178.

(die erste, zweite, dritte unter dem Dermatogen) zu, in denen die Theilung erfolgt. Strasburger[1]) führt die Theilungsvorgänge bei Primula auf die »Quertheilung« zweier unter dem Dermatogen gelegener Zellen zurück. Mit Warming behauptet er, dass niemals die Theilung von Dermatogenzellen die Bildung des Ovularhökers einleitet. In einer neueren Arbeit beschreibt Strasburger[2]) die Theilungsvorgänge bei der Bildung des Ovularhökers von Polygonum divaricatum L. mit folgenden Worten:

»Der Scheitel der Blüthe erscheint nach Anlage der Fruchtblätter auf ein relativ geringes Maass reducirt. Es hält das Wachsthum an demselben in ursprünglicher Richtung an und zwar mit anscheinend noch grösserer Intensität. Man findet die an die Epidermis des Scheitels grenzenden Zellen und ihre nächsten Descendenten in lebhafter Theilung begriffen. Auf diese Weise hat sich der Scheitel der Anlage bald in einen schlanken Kegel verwandelt, dessen Wachsthum durch eine nunmehr eintretende Streckung der obersten, unter der Epidermis gelegenen Zellen vollendet wird.«

Demnach erkennt weder Strasburger noch ein anderer Forscher, der diesen Gegenstand studirte, bei der Bildung des Ovularhökers eine gesetzmässige Theilungsfolge an. Bei Primula vollziehen sich jedoch, wie die Untersuchung von P. Auricula L. und elatior Jacq. ergeben hat, die Theilungsvorgänge bei der Bildung des Ovularhökers in einer ganz bestimmten Weise. Eine unter dem Dermatogen gelegene Zelle wird, wie man auf dem Längsschnitt sieht, die Initiale für die nunmehr eintretenden Theilungen. Sie selbst theilt sich zunächst durch eine antikline Wand in zwei Zellen. Diese letzteren theilen sich sodann zuerst periklin, darauf eine oder beide der äusseren Hälften wiederum antiklin. Indem nun ferner durch antikline Theilungen die Zahl der durch perikline Theilungen hervorgegangenen Zellreihen ver-

[1]) Coniferen und Gnetaceen. Jena 1872. S. 420.
[2]) Angiospermen und Gymnospermen. Jena 1879. S. 4.

mehrt wird, erhalten wir die Art der Theilung, welche man sehr passend auch als »division en éventail« bezeichnet hat.[1])

Durch die rasche Vermehrung der Zellen wird das Dermatogen an der betreffenden Stelle einfach emporgehoben. Die dadurch einen Druck erleidenden Zellen desselben theilen sich durch antikline Wände, welche auf der Innen- und Aussenfläche fast senkrecht stehen. Die Theilungen im Dermatogen sind also secundärer Natur. Pfeffer[2]) lässt es unentschieden, wie weit »mechanische« Vorgänge Zelltheilung verursachen können.

Wenn der Ovularhöker sich durch die eben beschriebenen Theilungen als Zellhügel über die Placenta erhoben hat, lassen sich auch in der ersten und zweiten Schicht unter dem Dermatogen Theilungen wahrnehmen, welche zu den bis jetzt beschriebenen in keiner Beziehung stehen. Es sind theils perikline, theils antikline; die ersteren Wände finden sich meist auf der Scheitelfläche des Ovularhökers in der ersten und seltener zweiten Schicht unter dem Dermatogen, während die antiklinen in solchen Zellen auftreten, welche die äusserste Schicht unter dem Dermatogen an den Seitenflächen des Ovularhökers bilden. Offenbar bewirken diese Theilungen, dass der Ovularhöker schliesslich seine definitive Grösse und Gestalt annimmt, auf welche letztere wir noch zurückkommen.

Am fertigen Ovularköker überzieht das Dermatogen als zusammenhängende Schicht scharf abgegrenzt ein Innengewebe, in welchem die Differenzirung in Plerom und Periblem noch nicht stattgefunden hat. Wir wollen dasselbe als Endoblem bezeichnen. Dieser Name ist nicht nur für diesen speciellen Fall geschaffen worden; denn es ist ja eine allgemein bekannte Thatsache, dass die Entstehung des Dermatogens der Differenzirung des darunter liegenden

[1]) Was die Nomenclatur anbelangt, so habe ich die von Sachs in Vorschlag gebrachte Bezeichnungsweise angenommen. Von seinen schematischen Figuren erläutert uns Taf. IV. Fig. 7 (in Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg. II. Band Heft 1. Leipzig 1878) die hier zur Sprache kommenden Theilungsvorgänge sehr gut.

[2]) Pflanzenphysiologie. Leipzig 1881. II. Band S. 92.

Gewebes in Plerom und Periblem zeitlich vorausgeht. Nicht nur die Entwickelung der Blüthenaxe, sondern die eines jeden Organs der Blüthe bestätigt diese Behauptung. Ja selbst in der Scheitelzelle des Embryos der Phanerogamen beginnt die Anlage des Dermatogens durch die erste perikline Theilung viel früher als die Differenzirung des Endoblems (hier Füllzellen genannt) in Periblem und Plerom.

Auf Längsschnitten durch den Ovularhöker sind die Dermatogenzellen von viereckigem Umrisse, während sie von der Fläche gesehen die Gestalt von mehr oder minder regelmässigen Fünf- oder Sechsecken besitzen. Die Zellwände sind von zarter Beschaffenheit. Aussen erscheinen sie von einer schwachen Cuticula continuirlich überzogen. Die Zellwände gegen das Endoblem zu bilden sehr stumpfe ausspringende Winkel. Eine eigenthümliche Beschaffenheit zeigen die andern Zellwände.

In den Zellen, welche den Scheitel des Hökers einnehmen — es sind meist 2 oder 3 — gehen sie der Längsaxe des Ovularhökers parallel; von hier aus neigen sie sich um so mehr, je weiter die betreffende Zelle vom Scheitel entfernt liegt. Dieser Unterschied in der Richtung der antiklinen Wände ist durch den Druck zu erklären, welchen die Wachsthumsintensität des Endoblems auf das Dermatogen ausübt. Er wirkt natürlich am kräftigsten in der Richtung der Längsaxe des Ovularhökers. Daher kommt es auch, dass die Zellen am Scheitel des Ovularhökers auf dem Längsschnitte die relativ kürzesten antiklinen Wände besitzen, diese Zellen also am meisten zusammengedrückt sind, und dass die Länge der antiklinen Wände mit zunehmender Entfernung vom Scheitel wächst.

Die Dermatogenzellen des Ovularhökers sind dicht mit feinkörnigem Protoplasma angefüllt und enthalten deutliche Zellkerne. Gerbsäure und Stärke werden vergeblich gesucht.

Das Dermatogen bedeckt das Endoblem, in welchem die Differenzirung in Plerom und Periblem noch nicht stattgefunden hat. Deshalb ist auch hier die sonst allgemein gebräuchliche Bezeichnung Periblem vermieden worden:

denn Periblem deutet auf Plerom als seinen Gegensatz hin; es ist nur ein Theil des Endoblems.

Das Endoblem des Ovularhökers erscheint nach Warming[1]) und bei Oenothera biennis L. nach Kny[2]) in Reihen angeordnet; ersterer Forscher sprach es sogar als Gesetz aus, dass die Zahl der den Ovularhöker bildenden Zellreihen (files cellulaires) für einzelne Pflanzen constant wäre. In jugendlichen Stadien ist die bereits erwähnte fächerartige Anordnung der Zellen nicht zu verkennen. Je älter der Höker wird, desto undeutlicher wird auch die ursprüngliche Anordnung der Zellen, namentlich auch durch die Theilungen, welche in den beiden äussersten Schichten des Endoblems stattfinden. Nur die gegen ein bestimmtes Centrum hin convergirenden antiklinen Wände erinnern noch an die stattgehabte »Fächertheilung.«

Auch das Endoblem des Ovularhökers bildet ein kleinzelliges Parenchymgewebe, welches dicht mit körnigem Protoplasma angefüllt ist und deutliche runde Kerne zeigt. Stärke kann darin nicht nachgewiesen werden. Die einzelnen Zellen sind auf dem Längsschnitt von 4- bis 6- eckiger Gestalt und haben zarte gerade Wände, über deren Richtung das Nöthige schon gesagt wurde.

Ovularhöker, welche diese Entwicklungsstufe erreicht haben, werden bisweilen schon für den Nucellus gehalten, besonders von denjenigen Forschern, welche der Knospentheorie der Ovula huldigen, wie A. Braun[3]), St. Hilaire[4]), Meyen[5]), Schacht[6]) u. A. Wie wir aber sehen werden, entsteht der Nucellus erst auf dem Ovularhöker als seitliches Gebilde, kann mit letzterem also schlechterdings nicht identisch sein.

---

[1]) l. c. p. 180.

[2]) Bot. Wandtafeln. XIX. Text: S. 53.

[3]) Monatsber. d. Kgl. Academ. d. Wiss. zu Berlin 1875. S. 353. Anm. 2.

[4]) l. c. p. 538.

[5]) Neues System d. Pflanzenphysiologie. Berlin 1839. III. S. 251.

[6]) Lehrbuch der Anatomie und Physiologie d. Gewächse. Berlin 1859. Theil II. S. 377.

II. Die Integumente.

Warming beobachtete sehr richtig, dass bei Primula der Nucellus und die Integumente gleichzeitig entstehen[1]). Bei der Darlegung der Vorgänge, welche sich bei Ribes nigrum L. geltend machen, zeigt er, dass der Bildung des Nucellus eine radiale Verlängerung der Zellen der ersten Schicht unter dem Dermatogen vorausgeht. Er sagt ausdrücklich[2]): »Cette allongation est le commencement de la formation du nucelle.«

Dasselbe berichtet Strasburger von Polygonum divaricatum L.[3])

Eine solche Verlängerung der Zellen der äussersten Zellschicht des Endoblems tritt auch bei Primula auf. Dadurch wird das vollendet, was durch die antiklinen und periklinen Wände, die in einzelnen Zellen der beiden äussersten Zelllagen auftreten, eingeleitet wird: die Gestalt des Ovularhökers wird eine cylindrische.

Auf Längsschnitten erscheinen solche Stadien des Ovularhökers als Vierecke von mehr oder weniger rechteckiger Gestalt. In der freien gegen die Basis des Fruchtknotens zu gewendeten Ecke sehen wir auf dem nächst höheren Entwickelungsstadium den Nucellus sich bilden. Derselbe entsteht demnach als ein sich allmählig vergrössernder Kegel an der Stelle des Ovularhökers, welche am weitesten nach aussen und unten zu gelegen ist. Um den Nucellus, gleichzeitig mit ihm erheben sich die beiden Integumente. Diese entstehen also nicht aus dem Nucellus, wie alle jene Botaniker annehmen müssen, die den Ovularhöker schon als Nucellus betrachten.

Längsschnitte durch verschiedene Entwicklungsstadien zeigen uns deutlich, dass sowohl die Anlage, als auch das Wachsthum beider Integumente unilateral erfolgt. Wir sehen, dass beide Integumente zuerst an der Scheitelkante des Längsschnittes erscheinen, und auch hier schneller

[1]) l. c. p. 238.
[2]) l. c. p. 201.
[3]) Angiosp. Gymnosp. S. 4.

wachsen, als an den gegen die Basis des Fruchtknotens schauenden Stellen; und zwar ergiebt der Anblick eines noch nicht ausgebildeten Integumentes, mag es inneres oder äusseres sein, dass seine Höhe von der Rückenlinie (d. i. der nach aussen zu gelegenen Contour des medianen Längsschnittes) beiderseits stetig abnimmt. Wir haben uns also die Anlage der Integumente von Primula vorzustellen als einen Wall, welcher anfangs hufeisenförmig gestaltet, erst allmählig zu einem rings geschlossenen Wulste wird. Zu allen Zeiten ist dieser Wall auf der Rückenseite des Ovulums höher, als auf der Bauchseite. Warming[1]) sucht diesen Vorgang dadurch zu erklären, dass zur Bildung eines neuen Organs auf der dorsalen Seite mehr Raum vorhanden sei, als auf der ventralen.

Gegenüber unsern Beobachtungen, welche mit denen Warmings und Strasburgers[2]) in vollstem Einklange stehen, lässt Cramer[3]) die Integumente der Primulaceen als rings geschlossene Wülste entstehen, ebenso wie Köhne[4]) das der Compositen als geschlossenen Ringwall sich erheben lässt. Dasselbe behauptet wahrscheinlich auch Schacht[5]), wenn er die Integumente den »Discusbildungen vergleichbar« findet.

Es ist schon wiederholtentlich angedeutet worden, dass die Gattung Primula zwei Integumente besitzt im Gegensatz zu den meisten Sympetalen. Ohne aus seinen Untersuchungen werthvolle Resultate für die descriptive Botanik ziehen zu wollen, unterscheidet Warming[6]) bei den Angiospermen 2 Typen von Ovulis und Vesque[7]) hat durch seine Untersuchungen Warmings Typen bestätigt und fester begründet.

---

[1]) l. c. p. 239.

[2]) Conif. Gnet. S. 420.

[3]) l. c. p. 132.

[4]) Blüthenentwickelung der Compositen. Diss. Berlin 1869. S. 9.

[5]) l. c. III. S. 377.

[6]) l. c. p. 207 et seq.

[7]) Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire. Ann. d. sc. nat. VI. sér. vol. VIII. p. 273.

Wir unterscheiden also:

Monochlamydischer Typus.	Dichlamydischer Typus.
1. Ein Integument.	1. Zwei Integumente.
2. Vorhandensein der »Grenzschicht.«	2. Fehlen derselben.
3. Nucellus reducirt.	3. Nucellus kräftiger entwickelt.
4. Die »Cellule privilégiée« (Vesque) wird zur Mutterzelle des Embryosacks.	4. Dieselbe theilt sich in 2 Zellen. Die obere wird die Initiale der »Calotte«, die untere die Mutterzelle des Embryosacks.

Zum monochlamydischen Typus gehören nach Warming alle sympetalen Dicotyledonen mit Ausnahme der Myrsineen, Primulaceen, Plumbaginaceen und Cucurbitaceen; den dichlamydischen Typus bilden die Monocotyledonen und eleutheropetalen Dicotyledonen mit wenigen Ausnahmen Umbelliferen, einige Ranunculaceen).

Die Gattung Primula steht gleichsam in der Mitte zwischen beiden Typen, indem sie theils Merkmale des einen, theils solche des andern Typus in sich vereinigt. Durch die Zweizahl der Integumente entfernen sich die Primulaceen vom Grundtypus der Sympetalen, mit welchen sie in den 3 andern Merkmalen übereinstimmen.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung werden wir finden, dass in Anbetracht der Dicke der Integumente, dann aber auch auf Grund anderweitiger Verschiedenheiten an jedem Integument von Primula eine dorsale und ventrale Seite unterschieden werden kann. Somit führen wir von vornherein eine Bezeichnung ein, welche sich erst durch das Folgende wird rechtfertigen lassen.

Die Bildung des innern Integumentes geht der Entstehung des äussern unbedingt voran.

In späteren Stadien umgiebt das innere Integument den unterdessen sich ebenfalls immer mehr erhebenden Nucellus stets höher, als das äussere; ersteres umhüllt ihn zuerst und erst dann bildet das äussere die Hülle für den Nucellus und das innere Integument.

Die basipetale Entstehungsfolge der Integumente ist eine allgemeine, längst gekannte Regel, welche nach Warming[1]) nur wenige Ausnahmen erleidet. Schon Schleiden kannte diese Regel. Er bezeichnete auf Grund der Entwicklungsgeschichte das innere Integument als integumentum primum, das äussere als int. secundum gegenüber der Mirbelschen Nomenclatur, nach welcher das äussere die primina, das innere die secundina heisst. Nichtsdestoweniger hat doch erst neuerdings Strasburger gerade den Primulaceen, bei denen schon Cramer[2]) die basipetale Entstehungsfolge der Integumente hervorhebt, eine akropetale oder wenigstens doch gleichzeitige Entstehung zuschreiben wollen, wenn er sagt[3]):

»Namentlich besitzen auch die Integumente ganz den nämlichen Bau, und nähern sich solche Fälle, wie bei Primula, wo das äussere Integument fast früher als das innere angelegt wird, wenn man von dem Anatropismus absehen will, sehr an Gnetum.«

Bei den meisten Pflanzen mit doppelt behüllten Ovulis sind die Integumente verschiedener Herkunft: das innere geht aus dem Dermatogen hervor, an der Richtung des äussern betheiligen sich auch tiefer gelegene Schichten, wie u. A. Barcianu[4]) für die Onograceen, Hanstein und Schmitz[5]) für die Piperaceen und Warming und Strasburger in den citirten Arbeiten für mehrere Pflanzen nachgewiesen haben. Von dieser von Warming aufgestellten Regel bilden nur wenige Pflanzen eine Ausnahme, indem bei ihnen beide Integumente aus dem Dermatogen hervorgehen. Wie Warming und Strasburger zeigten, gehört hierher die Gattung Primula, nach letzterem Forscher[6]) auch Lysimachia

---

[1]) l. c. p. 241.

[2]) l. c. p. 132.

[3]) Conif. Gnet. S. 422.

[4]) Blüthenentwickelung der Onograceen. In Schenk und Luerssens Mittheilungen. Band II. S. 81.

[5]) Entwickelungsgeschichte der Blüthen einiger Piperaceen. Bot. Ztg. 1870. Sp. 40.

[6]) Conif. Gnet. S. 420.

verticillata L. und Linum perenne L. Auch die Cucurbitaceen entwickeln nach Reuther[1]) beide Integumente aus dem Dermatogen.

In der That sind es bei Primula lediglich Theilungen gewisser Dermatogenzellen, welche beide Integumente erzeugen. Die Art und Weise der Theilungen soll nunmehr im Folgenden auseinander gesetzt werden.

Auf Längsschnitten sieht man, dass 4, seltener 5 Zellen an der Stelle, wo der Nucellus entstehen soll, ihre Grösse behalten, während zu beiden Seiten dieses Zellcomplexes eine Streckung der Dermatogenzellen in antiklinem Sinne sich einstellt, so aber, dass auf der basiskopen Seite sämmtliche Zellen gestreckt erscheinen, während auf der ihr parallelen akroskopen Seite dieser Vorgang nicht eintritt, wohl aber wiederum auf der dritten freien Seite des Längsschnittes. Zugleich damit bemerken wir auch gewisse, stets bestimmte Richtungsverschiedenheiten der antiklinen Zellwände. Am schönsten sind diese an der Scheitelkante des Längsschnittes zu beobachten. Hier werden die später zu beschreibenden Theilungsvorgänge auch früher sichtbar, als an der basiskopen Seite des Ovularhökers. Die unilaterale Anlage und das in demselben Sinne beschleunigte Wachsthum der Integumente ist eine Folge dieses Umstandes.

Es erscheinen an der Scheitelkante des Längsschnittes durch einen Ovularhöker rechts von den Zellen, welche sich nicht strecken und welche später den Nucellus zu bedecken bestimmt sind, zunächst 3 Zellen, welche ihre Zusammengehörigkeit durch die im Allgemeinen parallelen Wände, welche höchstens gegen die in der mittleren Zelle sich offenbarende Wachsthumsaxe schwach geneigt sind, und ferner durch die zu einem flachen Bogen sich zusammensetzenden Aussenwände zeigen. Getrennt durch eine Zelle von dem soeben erwähnten Zellcomplexe gewahren wir 2 fernere Zellen, welche durch dieselben Eigenschaften ausgezeichnet sind. Die Wachsthumsaxe ist gegen die der ersten Zellgruppe unter einem sehr spitzen, nach aussen offenen Winkel

[1]) Bot. Ztg. 1876. Sp. 418.

geneigt. Der Richtungsunterschied beider Axen bewirkt denn auch, dass die beide Gruppen trennende Zelle von antiklinen Wänden begrenzt wird, welche nicht parallel gehen, sondern gegen einander convergiren.

In den soeben beschriebenen Differenzirungen haben wir die ersten Vorgänge kennen gelernt, welche die Bildung der dorsalen Seiten beider Integumente einleiten. Die ventralen Seiten gehen hervor aus den Zellen, welche sich an der basiskopen Seite des Längsschnittes befinden. Ein Richtungsunterschied der betreffenden Wände lässt sich nicht wahrnehmen. Dagegen nehmen bei der Bildung der ventralen Seite des äussern Integumentes mehr Zellen Theil, als an der dorsalen: nämlich sämmtliche Dermatogenzellen (meist 5) dieser Seite mit Abzug derer, welche als Gruppe von 3 Zellen die Initiale der dorsalen Seite des inneren Integumentes bilden, und derjenigen Zelle, welche beide Initialen von einander trennt. Somit ist es schon in der Anlage begründet, dass die ventrale Seite des äusseren Integumentes bedeutend dicker ist, als die dorsale.

Die nunmehr eintretenden Theilungen sind folgende: Die Zellwände, welche sich hier zeigen, sind meist schief gegen die Oberfläche und die Wachsthumsaxe des Integumentes geneigt und zwar so, dass der entstehende spitze Winkel seine Oeffnung nach aussen kehrt. Die Neigung beträgt durchschnittlich etwa 45 Grad. In den 3 Zellen, welche die Anlage des inneren Integumentes bilden, findet diese Theilung in den beiden äusseren statt. Die Wände gehen einander nicht parallel, sondern sind gegen einander geneigt. Die schiefen Zellwände sind am häufigsten, doch kommen sie nicht ausschliesslich vor. Neben ihnen finden sich auch noch untergeordnet perikline Theilungen; Theilungen im antiklinen Sinne konnte ich nicht finden. Die perikline Theilung betrifft fast ausnahmslos die mittelste Zelle der Gruppe, aus welcher das innere Integument hervorgeht. Schon Warming[1]) beschreibt die schiefen Zellwände als herrschend über die periklinen, ohne ein Gesetz für die

[1]) l. c. p. 231.

Theilungsvorgänge zu geben. Das Wachsthum von Zellkörpern geschieht, wie Kny auseinandersetzte, nach 5 Typen; unter den dritten Typus, den »der Scheitelkante«, bringt er die Vorgänge, welche sich bei der Bildung der Integumente geltend machen. Kny charakterisirt diesen Typus durch folgende Worte[1]): »Das Vorderende des fortwachsenden flachen Zellkörpers nehmen eine Anzahl einander in Form und Art der Theilung gleiche Randzellen ein. Die in denselben auftretenden Zellwände sind aber nicht, wie bei Pellia und Halyseris zur Ebene der Flächenausbreitung senkrecht, sondern sind alternirend in entgegengesetztem Sinne zu ihr geneigt und einander wechselweise aufgesetzt.«

Was wir bis jetzt auf dem Längsschnitt studirt haben, vollzieht sich in Wirklichkeit in 2 Zonen, welche den Nucellus umgeben und von einander durch einen Ring von der Breite einer Zelle getrennt werden. Diese letzteren Zellen erleiden nun eine Theilung parallel der Längsaxe und Aussenfläche der Integumente. Jede der dadurch entstandenen Zellen schliesst sich nunmehr dem Integument an, dem es zunächst gelegen ist.

Die dorsale Seite des äusseren Integumentes geht also hervor durch das Scheitelwachsthum zweier Zellen. Bisweilen hat es auf dem Längsschnitt den Anschein, als ob eine Scheitelzelle vorhanden wäre, und sich die Theilungen analog den Theilungen der Scheitelzelle der Gefässkryptogamen vollzögen. Die erste Entstehung der Integumente widerlegt eine derartige Annahme. Präparate, welche eine solche Annahme zu begünstigen scheinen, finden eine einfache Erklärung darin, dass, sei es bloss durch den Schnitt, sei es aber durch wirkliches überwiegendes Wachsthum einer der beiden in Rede stehenden Zellen, dadurch am Scheitel eine einzige grössere Zelle zu liegen kommt, welche dann sehr wohl den Anblick einer Scheitelzelle gewähren kann. Auf dem Längsschnitt besteht die dorsale Seite des äusseren Integumentes aus 2 Zellreihen. Gegen die Spitze hin verdickt sich das Integument und wird 6 bis 7 Zellreihen stark.

[1]) Ueber ächte und falsche Dichotomie. Bot. Ztg. 1872. Sp. 701.

Die Verdickung beginnt etwas unterhalb des oberen Drittels der Längsausdehnung des Integumentes in der Weise, dass die Zellen der inneren Schicht sich durch eine in die Richtung der Längsaxe des Integumentes fallende Wand theilen, und dadurch 3 Zellreihen auf dem Längsschnitt hervorgebracht werden. Die weitere Vermehrung der Zellreihen erfolgt in analoger Weise durch gleiche Theilungen der jeweiligen innersten Schicht.

Bei der Bildung der ventralen Seite des äusseren Integumentes habe ich das Gesetz »der Scheitelkante« nicht beobachten können. Hier herrschen die periklinen Theilungen durchaus vor, und antikline Wände treten nur dann auf, wenn es sich darum handelt, die Zahl der Zellreihen zu vermehren. Auf dem Längsschnitt besitzt die ventrale Seite des äusseren Integumentes den Umriss eines nahezu rechtwinkligen Dreiecks, dessen Hypotenuse die Aussenseite des Integumentes vorstellt. Die ventrale Seite ist von der dorsalen nicht scharf geschieden, sondern beide gehen allmälig in einander über, wie ein Querschnitt durch das Ovulum zeigt. Daher ist es auch möglich, Schnitte zu erhalten, deren äusseres Integument auf der ventralen Seite aus 3 Zellreihen besteht.

Die schiefen Wände nehmen nach und nach eine gegen die Längsaxe des Integumentes senkrechte Lage an. Die Zellen enthalten anfänglich reichlich Protoplasma und grosse deutliche runde Kerne, aber keine Stärke; sie sind, was ihre Grösse anbelangt, zwar ungleich, eine Gesetzmässigkeit in den Grössenverhältnissen der Zellen lässt sich jedoch nicht erkennen. Sobald aber das äussere Integument den Scheitel des Nucellus zu umwachsen beginnt, stellt sich eine Differenzirung der Zellschichten ein. Die Zellen der äusseren Schicht werden bedeutend grösser, verlieren den Kern und bekommen dicke, bräunlich gefärbte (wenigstens an Alkohol-Material) Wände, welche nicht mehr gerade, sondern in mannigfaltiger Weise gebogen sind. Mit Chlorzinkjod behandelt färben sich diese Wände intensiver gelbbraun. Von oben gesehen erscheinen die einzelnen Zellen unregelmässig

begrenzt, im Allgemeinen von viereckigem Umriss, aber regelmässig in Reihen angeordnet.

Was die reihenförmige Anordnung der äusseren Zellschicht anbelangt, so ist dabei folgender Umstand von besonderem Interesse. Von der Basis akropetal vorschreitend sieht man, dass kurz oberhalb der Insertionsebene des äusseren Integumentes die Zahl der einzelnen Zellreihen sich vermehrt, in der Weise, dass gewisse Zellen sich durch Wände, welche in die Richtung der Wachsthumsaxe des Integumentes fallen, zugleich aber auch auf dessen Aussenfläche senkrecht stehen, in 2 Zellen theilen. Demnach sind von dieser Stelle an nunmehr anstatt einer Zellreihe zwei vorhanden. Indem sich dieser Process scheinbar, ohne eine Gesetzmässigkeit zu befolgen, wiederholt, muss nothwendiger Weise dadurch bewirkt werden, dass der Querschnitt des Ovuliums einen immer grösseren Durchmesser erhält, je mehr man sich von der Insertionsebene akropetal entfernt, d. h. dass das äussere Integument sich gegen die Mitte seiner Längsaxe hin glockig erweitert. Dass analoge Theilungen auch in der inneren Schicht stattfinden müssen, ergiebt die Betrachtung eines Querschnittes. Würden hier nämlich keine neuen Elemente zwischen die bereits vorhandenen eingeschoben werden, dann müsste entweder der Zusammenhang zwischen den beiden Zelllagen aufhören, was die Beobachtung widerlegt, oder aber die Zellen der inneren Schicht müssten in der Richtung der Peripherie des Querschnittes gestreckt erscheinen, was ebenfalls nicht der Fall ist; vielmehr lehrt der Anblick des Querschnittes in Combination mit dem eines Längsschnittes, dass die Zellen der inneren Schicht cubische Gestalt besitzen.

Von der Mitte des Integumentes nach der Spitze zu vermindert sich allmälig die Zahl der Zellreihen, ganz in analoger Weise, wie sie sich unterhalb des grössten Querschnittes in akropetaler Richtung vermehrt hatte. Dieser Vorgang bewirkt natürlich, dass das Integument gegen die Spitze zu sich verengt und schliesslich die Mikropyle bildet.

Am Scheitel des Integumentes werden die Zellen sämmtlich schliesslich von unregelmässig gebogenen Wänden be-

grenzt. Die freien Wände der äussersten Schicht biegen sich gewöhnlich an der bezeichneten Stelle schwach papillenartig vor. Dasselbe geschieht auch mit den Zellen der äusseren Schicht, welche an der Basis der dorsalen Seite des äusseren Integumentes liegen.

Spaltöffnungen, wie sie anderweitig an Ovulis gefunden wurden, fehlen dem äusseren Integumente. Die innere Zellage des äusseren Integumentes besteht aus um ein Drittel kleineren, cubischen Zellen, welche als starkwandige Epidermis in ununterbrochenem Verlaufe allseitig auf das innere Integument übergehen. Die zwischen den beiden beschriebenen Schichten liegenden Zellen auf der ventralen Seite des Integumentes vergrössern sich stark, werden von unregelmässig gebogenen Wänden begrenzt und verlieren sehr früh ihr Protoplasma, weshalb auch dicke Querschnitte an dieser Stelle transparent erscheinen.

Das innere Integument geht, auf dem Längsschnitt gesehen, auf der dorsalen und ventralen Seite hervor aus 3 Zellen. Es ist bereits erwähnt worden, dass die äusseren Zellen dieser Gruppe sich durch die beschriebenen schiefen Wände theilen, während in der mittleren meist perikline Wände auftreten.

In späteren Stadien neigen sich die schiefen Wände, bis sie eine gegen die Wachsthumsaxe senkrechte Lage annehmen, wie wir dies an den entsprechenden Wänden des äusseren Integumentes ebenfalls beobachtet haben. Dorsale und ventrale Seite des inneren Integumentes manifestiren ein gleiches Wachsthum.

Auf dem Längsschnitt gehen aus den erwähnten 3 Zellen 3 Zellreihen hervor, von denen die äussersten sich nicht weiter theilen, während die innerste, d. i. die dem Nucellus zunächst gelegene, sich zuerst in 2, und in gewisser Höhe nochmals in 2 Zellreihen theilt, wodurch eine aus 4 bis 5 Zellschichten bestehende Hülle erzeugt wird. Die erste Zweitheilung der innersten Schicht findet kurz oberhalb der Insertion des Integumentes statt, die zweite folgt etwa in der Mitte der Länge des Organs. Was die Zellen anbelangt, welche, auf dem Längsschnitt gesehen, aus der mittelsten

der 3 ursprünglichen Zellen hervorgehen, so findet in ihnen regellos eine Theilung parallel der Längsaxe des Integumentes statt.

Aus dem Vorangehenden ersieht man, dass das innere Integument aus mehr Zelllagen besteht als das äussere, welches, wie wir gesehen haben, zweischichtig ist. Strasburgers Angabe,[1]) dass die Integumente von Primula im fertigen Zustande gleich stark wären (»etwa 2 Zelllagen«), widerlegt sich hierdurch von selbst.

Die dem Nucellus zunächst liegende Schicht des inneren Integumentes verlängert sich in einer Richtung, welche auf der Längsaxe des Integumentes senkrecht steht, auf das Drei- bis Vierfache ihrer ursprünglichen Breite. Die langen Zellwände sind unter sich alle mehr oder weniger parallel und stehen auf den unter sich ebenfalls parallelen Innen- und Aussenwänden senkrecht. Ein Convergiren der langen Zellwände, das in Wirklichkeit nach innen stattfinden muss, lässt sich auf dem Längsschnitt kaum, auf dem Querschnitt nur in unbedeutendem Maasse nachweisen. Die Streckung der Zellen, welche also die Gestalt von nach der Spitze nur wenig verschmälerten rectangulären Prismen besitzen, nimmt ihren Anfang von der Mitte der Schicht aus und betrifft von hier aus basi- und akropetal fortschreitend, die zunächst liegenden Zellen, bis schliesslich sämmtliche Zellen der Schicht, mit Ausnahme derjenigen, welche am Endostom liegen, im fertigen Zustande sich im angegebenen Sinne gestreckt haben. Dabei ist zu bemerken, dass die relativ grösste Länge der Zellen in der Mitte der Schicht erreicht sind, von wo aus nach oben und unten die Länge derselben symmetrisch abnimmt.

Warming, der diese Zellschicht bei der Gattung Primula entdeckte, nennt sie »couche de revêtement« und hält sie für ein charakteristisches Merkmal der Ovula mit monochlamydischem Typus, indem er sagt:[2])

[1]) Conif. Gnet. S. 420.
[2]) l. c. p. 235.

»Je la considère comme un caractère exclusif des monochlamydés, car elle fait toujours défaut aux dichlamydés.«

Strasburger bezeichnet diese Zelllage als »Grenzschicht«.

Theilungen in derselben sind bisher noch nicht beobachtet worden; wenigstens finde ich solche nirgends erwähnt. Bei Pr. elatior Jacq. und officinalis Jacq. finden sich Theilungen parallel den kurzen Wänden in manchen Zellen der Grenzschicht, wodurch die einzelnen Zellen in 2, bisweilen 3 ziemlich gleiche Theile zerfallen. Die erwähnten Scheidewände treten verhältnissmässig spät auf, zu einer Zeit, wo die Integumente bereits ihre definitive Gestalt angenommen haben. Zuerst sieht man die Scheidewände in der Mitte der Schicht auftreten, in den Zellen also, welche sich zuerst strecken. In späteren Stadien finden wir diese Theilung über die ganze Schicht mehr oder weniger verbreitet. Für das Auftreten von einer oder von 2 Wänden innerhalb einer Zelle der Grenzschicht lässt sich eine Regel nicht auffinden.

Die Länge der Zellen, welche die Grenzschicht bilden, beträgt bei Pr. elatior Jacq. und officinalis Jacq. beinahe die Hälfte der Dicke des inneren Integumentes. Die Grenzschicht ist auch bei Pr. chinensis Lindl. und contusioides L. vorhanden. Ich fand sie ferner bei Hottonia palustris L. und bei Dodecatheon Jeffrayanum A. Gr. sind ihre Zellen dem kleinzelligen parenchymatischen Innengewebe des inneren Integumentes gegenüber so stark vergrössert, dass dieselben in ihrer Länge die Dicke beider Integumente zusammen nicht nur zur Hälfte erreichen, sondern letztere sogar augenscheinlich übertreffen.

Es lässt sich wohl vermuthen, dass ähnliche Theilungen auch in den entsprechenden Zellen des inneren Integumentes stattfinden werden, wie diejenigen im äusseren Integumente, welche eine stetige basi- und akropetale Verengung von der Ebene des grössten Durchmessers aus bewirken. In wieweit eine solche auf Analogie begründete Annahme gerechtfertigt ist, kann ich nicht entscheiden, da Beobachtungen hierüber nicht vorliegen. Auch bleibt der Fall hier möglich, dass durch die Bildung der Grenzschicht allein die erwähnte Beschaffenheit des inneren Integumentes hervorgehen könnte.

Im medianen Längsschnitt durch ein fertiges Ovulum erscheint der Embryosack, welcher auf diesem Stadium unmittelbar von dem inneren Integumente begrenzt wird, von halbmondförmiger Gestalt, etwa fünfmal länger als breit. Je mehr die Schnitte nun von der medianen Ebene abweichen, desto mehr ändert sich auch die Gestalt des Embryosacks. Die Krümmung nimmt ab, und in gleichem Maasse vermindert sich auch die Länge im Vergleich zur Breite, bis wir auf dem Querschnitt, dessen Grösse natürlich von der Höhe, in welcher der Schnitt geführt wurde, abhängt, nur noch einen Kreis erhalten. Diese Bilder ergeben, dass der Embryosack die Gestalt einer sichelförmig gebogenen, nach beiden Enden hin verjüngten Spindel besitzt.

Die Krümmung des Embryosacks wird nun bewirkt durch gewisse Theilungen, welche sich auf der ventralen Seite des inneren Integumentes einstellen. Auf dem Längsschnitte sieht man, dass meist 6 Zellen der Grenzschicht, welche auf der ventralen Seite um die Mitte der Länge des Embryosacks gelegen sind, nach aussen, d. i. auf der vom Embryosack abgewandten Seite, eine kleine Zelle abgeben, während sie selbst wieder ihre frühere Grösse annehmen. Die kleinen abgetheilten Zellen wachsen nun zu der Grösse der andern Zellen des Innengewebes des Integumentes an. Zu beiden Seiten der vorerwähnten 6 Zellen befinden sich noch solche, welche eine Streckung, aber keine weitere Theilung erfahren haben.

Die letzten Theilungsvorgänge innerhalb der Grenzschicht, welche sich nur in der Mitte der ventralen Seite finden, treten bedeutend früher auf, als die vorhin erwähnten Wände, durch welche einzelne Zellen in 2 oder 3 ziemlich gleiche Theile zerfielen, und dürfen mit diesen nicht verwechselt werden. Gewöhnlich treten die Theilungen der letzteren Art eben erst ein, wenn die Krümmung des Embryosacks sich bereits vollzogen hat.

Das innere Integument besteht, wenn wir vorläufig von der äusseren Zelllage beiderseits absehen, auf dem Längs- und Querschnitte aus parenchymatischen, fünf- bis sechseckigen Zellen, welche auf ersterem deutlich in Reihen an-

geordnet sind. Ihre Wände sind gerade, von ziemlich zarter Beschaffenheit. Im Jugendzustande enthalten die betreffenden Zellen reichlich feinkörniges Protoplasma und besitzen deutliche Kerne. Dieses parenchymatische Gewebe wird auf der Aussenseite überzogen von einer der innern Schicht des äussern Integumentes völlig gleichen Epidermis, deren Zellen erheblich grösser sind, als die des Innengewebes. Die innerste Schicht des innern Integumentes ist die bereits erwähnte Grenzschicht.

Nach oben zu vermehren sich zwar auch die Zellreihen, aus denen das innere Integument auf dem Längsschnitt zusammengesetzt erscheint; indem aber hier die Zellen schmal bleiben, wahrscheinlich in Folge des Druckes, den diese Zellen durch die Verdickung des äusseren Integumentes an der Spitze erfahren, erscheint das innere Integument gegen die Spitze zu nicht verdickt; die äusseren Contouren desselben verlaufen auf dem Längsschnitt bis zur Spitze ziemlich genau parallel.

Die Integumente von Pr. elatior Jacq. und officinalis Jacq. sind am Rande nicht gelappt, wie solches u. A. von Payer[1]) für Tremandra verticillate Hügel., von Warming[2]) für Juglans, Choisya, Helianthemum und andere Pflanzen nachgewiesen wurde. Nur die halb ausgewachsenen Integumente zeigen wegen der convex nach aussen gebogenen Zellwände einen schwach gekerbten Rand.

III. Der Nucellus und Embryosack.

Wir haben die Stelle, an welcher der Nucellus sich bildet, schon früher angeben. Die Wachsthumsintensität des Nucellus und der Integumente ist anfänglich dieselbe. Daher ragt der Nucellus aus dem doppelten Ringwall der Integumente in den ersten Stadien hervor; bald jedoch umwachsen die Integumente den Nucellus gänzlich.

Bei der Bildung des Nucellus stellt sich nunmehr eine andere Wachsthumsrichtung ein, welche verglichen mit der

[1]) l. c. Pl. XXIX, Fig. 31, 37.
[2]) l. c. p. 240.

des Ovularhökers mit Recht eine seitliche genannt werden kann, insofern sie gegen die Längsaxe des Ovularhökers etwa um 50 Grad geneigt ist. Die Angabe von Strasburger[1]), das bei Primula der Nucellus terminal entstehe, ist also nicht richtig. Für die Annahme, dass wir im Nucellus die durch Druck von oben her seitlich abgelenkte Spitze zu sehen haben, giebt die Entwicklungsgeschichte keinen Anhalt. Die Fruchtknotenwandung tritt gar nicht so nahe an die Ovularhöker heran, als dass eine Berührung stattfände. Im Gegentheil erheben sich gerade an der Scheitelfläche des Ovularhökers, wo der Druck am intentivsten wirken sollte, zuerst die Integumente.

Die laterale Entstehung des Nucellus bei den Primulaceen haben übrigens schon Cramer[2]) und Warming[3]) beschrieben.

Auf einem Längsschnitte sieht man am beschriebenen Orte 3 Zellen der äussersten Schicht des Endoblems sich in der oben näher angedeuteten Richtung strecken und dadurch die 4 bis 5 darüberliegenden Dermatogenzellen emporheben. Somit wird uns auch jetzt erklärlich, weshalb auf dem Längsschnitt diese letzteren nicht gestreckt erscheinen, während ihre Nachbarzellen auf beiden Seiten sich vor der Bildung der Integumente in antiklinem Sinne vergrösserten. Die Theilungen im Dermatogen, welche später eintreten, sind antikline.

Wir müssen es leider unentschieden lassen, wieviel Zellen in Wirklichkeit sich bei der Bildung des Nucellus betheiligen. Präparate, welche vorher mit Kali durchsichtig gemacht worden waren, ergaben nicht das gewünschte Resultat. Mit Bestimmtheit können wir annehmen, dass nur wenige, 3 bis höchstens 5 Zellen im jungen Nucellus eine centrale Zelle umgeben, wie es eben beim monochlamydischen Typus der Fall ist.

---

[1]) Conif. Gnet. S. 422.
[2]) l. c. p. 133.
[3]) l. c. p. 227.

Die eben erwähnte centrale Zelle vergrössert sich sehr schnell; sie verdrängt dadurch die sie umgebenden Zellen, dass sie an der Spitze zuerst anschwellend gleichsam wie ein Keil ihre Nachbarzellen auseinandertreibt, an die Seite drückt und zusammenpresst. Sie ist die Mutterzelle des Embryosacks, cellule privilégiée, wie sie Vesque, und Primordial-Mutterzelle, wie sie Warming bezeichnet. Die weitere Entwicklung des Nucellus hängt allein ab von der Vergrösserung dieser Zelle: sie allein wächst weiter, während die an die Seite gedrückten Nachbarzellen ihre Kerne verlieren und schliesslich ganz resorbirt werden. Die Vergrösserung der Embryosack-Mutterzelle beruht auf einer Streckung in der Richtung der Wachsthumsaxe des Nucellus und einer gleichzeitigen Erweiterung in der Breite, wobei zu bemerken ist, dass letztere basipetal erfolgt. Dadurch erhält die in Rede stehende Zelle die Gestalt eines Keiles, deren Spitze nach der Basis des Nucellus zu gelegen ist. Was ihren Inhalt angeht, so besitzt sie reichlich körniges Protoplasma und einen grossen runden Zellkern.

Während dieser Vorgänge theilt sich nun auch das Dermatogen durch antikline Wände, welche gegen die Wachsthumsaxe des Nucellus fächerartig geneigt erscheinen, wenn man sie auf dem Längsschnitt betrachtet. Es wird zu einer Epidermis, welche aus langgestreckten, prismatischen Zellen besteht. Anfänglich besitzen diese reichlich Protoplasma und deutliche Kerne. Während die Embryosack-Mutterzelle sich rasch zum Embryosack entwickelt, erleidet die denselben überziehende Epidermis eine vollständige Resorbtion, so dass der Embryosack unmittelbar zwischen die Grenzschicht zu liegen kommt und seine Spitze an den innern Ausgang des Endostoms reicht. Die Epidermiszellen, welche die Spitze des Nucellus bedecken, werden schon sehr früh eigenthümlich stark lichtbrechend, nachdem sie vorher bereits ihre Kerne verloren haben.

Vesque[1]) wies nach, dass bei den Ovulis mit einem Integument die Embryosack-Mutterzelle sich direct in den

[1]) l. c. p. 274.

Embryosack verwandelt; bei den doppelt behüllten Ovulis tritt eine Quertheilung der Mutterzelle ein; die obere erzeugt die »Calotte«, die untere ergiebt den Embryosack. Bei den monochlamydischen Ovulis ist daher die »cellule privilégiée« (Vesque) indentisch mit der untern Hälfte der Embryosack-Mutterzelle, welche Warming Primordial-Mutterzelle des Embryosacks nennt.

Die Entwickelung des Embryosacks von Pr. elatior Jacq. und officinalis Jacq. folgt dem von Strasburger[1]) gegebenen Schema, das für die grosse Mehrzahl der Angiospermen Geltung hat, nämlich dass die unterste der Zellen, in welche die Mutterzelle des Embryosacks durch Quertheilung zerfällt, die darüber liegenden verdrängt und zum Embryosack wird. Freilich zeigte Mellink, dass die Strasburgersche Regel nicht ausnahmslos gilt, indem die oberste Tochterzelle der Embryosack-Mutterzelle bei Hyacinthus eine ungewöhnliche Grösse erreicht, bei Convallaria und Melica constant 2 Kerne besitzt, bei Narcissus sogar mehrere Kerne erzeugt und bei Agraphis und Rosa livida wirklich zum Embroysack wird. Mellink[2]) sagt:

»Ik geloof, dat deze reeks van vier verschillende gevallen ons het recht geven, om tot de gelykwaardigheit van de dochtercellen der Kiemzakmoedercel te besluiten.«

An den oben erwähnten Arten fand ich Folgendes. Die Mutterzelle des Embryosacks theilt sich zunächst durch eine Querwand in 2 Zellen, von denen die obere bedeutend breiter auf dem Längsschnitt erscheint, als die untere. In späteren Stadien sieht man die Embryosack-Mutterzelle in 4 über einander liegende Tochterzellen (cellules mères nach Warming, Special-Mutterzellen nach Vesque) getheilt, was schon Vesque[3]) richtig angiebt. Ich wage aber nicht zu entscheiden, ob die 4 Tochterzellen durch eine zweimal stattgefundene Zweitheilung entstanden sind, wie Strasburger will,

---

[1]) In Angiosp. Gymn. an mehreren Stellen.

[2]) Over de ontwikkeling van den Kiemzak bij Angiospermen. Academisch proefschrift. Leiden 1880. p. 70.

[3]) l. c. p. 360.

oder ob sie durch wiederholte basifugale oder basipetale Theilung einer Zelle hervorgehen, was Vesque[1]) beschreibt.

Unterdessen haben sich auch die untern der 4 Zellen, in welche die Embryosack-Mutterzelle zerfiel, vergrössert, und so erhalten wir eine Zellreihe von 4 ziemlich gleich grossen Zellen.

Was die Querwände innerhalb der Mutterzelle anbelangt, so hob Warming[2]) zuerst richtig hervor, dass dieselben besondere Dicke und starkes Lichtbrechungsvermögen besässen, und am Rande dicker wären als in der Mitte.

Die unterste der 4 Tochterzellen beginnt sich nun akropetal zu strecken, wodurch die darüber liegenden Schwesterzellen zusammengedrückt werden. In Folge dessen erscheinen die Querscheidewände nach oben convex gebogen. Hierauf beziehen sich wahrscheinlich die Worte Warmings[3]):

»Souvent elles (nämlich die Wände) sont courbées, comme si elles étaient plus grandes que la section transversale de la cellule.«

Zuletzt erscheinen die 3 oberen Zellen nur als eine stark lichtbrechende Kappe dem Embryosack aufgesetzt. Wir sehen also, dass der Embryosack sich ganz in der Weise bildet, wie es Strasburger als eine Regel angegeben hatte. Somit entsprechen aber auch die Angaben, welche Vesque[4]) über die Bildung des Embryosacks der Primulaceen macht, nur insofern der Wahrheit, als es sich um die oben angeführten Quertheilungen der Embryosack-Mutterzelle handelt; alle ferneren Angaben über das Verschmelzen von Zellen widersprechen der Wirklichkeit.

Der fertige Embryosack hat, wie schon erwähnt, die Gestalt einer halbmondförmig gebogenen Spindel, welche sich nach beiden Seiten zu verjüngt, doch so, dass er an der Spitze dicker ist, als am untern Ende. Den grössten Raum desselben erfüllt, wie in allen Fällen, eine grosse Vacuole, welche das Protoplasma an die Wand drückt. An

[1]) l. c. p. 282.
[2]) l. c. p. 282.
[3]) l. c. p. 221.
[4]) l. c. p. 360.

der Spitze befinden sich 2 Synergiden und eine Eizelle etwas tiefer. Am untern Ende stehen 3 Antipoden in einer Ebene. Der »vegetative« Kern liegt zumeist längs der Krümmung an der ventralen Seite, was schon Vesque richtig hervorhebt, doch ist es unrichtig, wenn dieser Forscher[1]) 2 vegetative Kerne bei Primula angiebt.

Soltwedel[2]) bezeichnet die Gesammtheit der im Embryosack liegenden Kerne als »primäres Endosperm«; den vegetativen Kern des Embryosacks nennt er die »Mutterzelle des secundären Endosperm«; aus ihr allein entwickelt sich nach ihm das secundäre Endosperm (Endosperm im engern Sinne). Nach Soltwedel soll der zuletzt genannte Kern bedeutend grösser sein, als die übrigen, was bei Primula nicht der Fall ist. Hier ist der vegetative Kern in den meisten Fällen kleiner, als die Elemente des Geschlechtsapparates und der Antipoden.

Alle Kerne des Embryosacks sind mit deutlichen Conturen versehen und stellen nackte Primordialzellen dar. In ihrer Umgebung sammelt sich das Protoplasma, welches sonst nur als dünner Ueberzug die Wände bekleidet, in grösserer Menge an.

Strasburger giebt für die Angiospermen folgende Theilungen im Embryosack an. Die Tochterzelle, welche zum Embryosack sich entwickeln soll, enthält ursprünglich einen Kern, welcher sich bald in 2 theilt. Der eine von diesen wandert an die Spitze, der andere an das basale Ende der Zelle. Sobald dies geschehen ist, erleiden beide Kerne eine 2 × 2-Theilung, wodurch der Embryosack an seinen beiden Enden je 4 Kerne erhält. Drei der obern bilden den geschlechtlichen Apparat, 3 der untern die Antipoden. Die beiden vierten Kerne verschmelzen zum vegetativen Kern des Embryosacks.

Diese Theilungen, welche nach dem Princip der Kernspindel erfolgen, wurden in gleicher Weise von allen spätern

[1]) l. c. p. 360.

[2]) Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen. Jenaische Zeitschrift für Naturw. Bd. XV. N. F. VIII. S. 341.

Forschern beobachtet mit Ausnahme von Vesque[1]), der die Theilungen im Embryosack der Primulaceen in folgender Weise beschreibt: Zelle I von oben gerechnet erzeugt eine Tetrade von 4 Kernen, von denen 3 den geschlechtlichen Apparat bilden. Der vierte wandert in die Nähe des ungetheilten Kernes der Zelle II, ohne mit ihm zu verschmelzen, nachdem natürlich vorher die Wand zwischen I und II resorbirt wurde. Die Zellen III und IV, durch starke Ausdehnung der Zelle II zusammengedrückt, stehen als »Antiklinen« dicht über einander. Ihre Wände werden aufgelöst, das Protoplasma mit den Kernen besteht zwar noch einige Zeit, in späteren Stadien erblickt man jedoch keine Spur mehr von »Antiklinen.«

Wir haben schon oben gezeigt, dass aus Zelle IV im Sinne von Vesque der Embryosack hervorgeht, nicht aus der Verschmelzung von I und II. Ausserdem entspricht der Bau des fertigen Embryosacks ganz und gar den Angaben, welche Strasburger macht; er widerspricht aber den Beobachtungen von Vesque, insofern dieser keine Antipoden beobachtete und 2 vegetative Kerne angiebt. Ich fand sehr deutlich 3 Antipoden, wie schon Hofmeister[2]) solche von Primula angab. Der Einwand Vesque's, dass Hofmeister seine Antiklinen für Antipoden gehalten habe, wird dadurch entkräftet, dass sie in der Dreizahl auftreten, während nach ihm nur 2 Antiklinen vorhanden sind; sodann beobachtete ich sie an völlig ausgewachsenen Embryosäcken.

Wir sehen also, dass die Beobachtungen, welche Vesque an Primula gemacht hat, für Pr. elatior Jacq. und officinalis Jacq. keine Geltung haben, so verführerisch es auch klingen mag, wenn er am Eingange seiner Arbeit sagt[3]):

»J'ai confirmé cette opinion; le problème morphologique est résolu: les vésicules embryonnaires et antipodes sont les homologues des spores et des grains de pollen; les autres cellules, dont le noyau n'est pas divisé, et aux quelles j'ai

[1]) l. c. p. 360.
[2]) Entstehung des Embryos. S. 119.
[3]) l. c. p. 263.

donné le nom d'anticlines, sont les homologues des cellules-mères speciales arrêtées dans leur développement.«

4. Der Funiculus.

Der Funiculus geht hervor aus dem ursprünglichen Ovularhöker. Mit der Streckung der Zellen, welche die äusserste Schicht des Endoblems bilden, ist der Anfang einer Differenzirung in Plerom und Periblem gegeben. Die Zellreihen innerhalb der gestreckten Schicht wandeln sich durch Längstheilungen zu einem höchst einfach gebauten Gefässbündel um, welches aus zartwandigen, unverdickten, langen, dünnen Zellen besteht, die reihenförmig angeordnet auf dem Längsschnitt erscheinen und beiderseits von einer einfachen Schicht aus gestreckten cubischen Zellen umgeben sind. Die Querwände der einzelnen Zellen sind oft nach Art der Tracheiden gegen die Längswände schief geneigt. Das Gefässbündel endet mit einzelnen Zellen direct am Embryosack.

Wir haben hier also ein Gefässbündel vor uns, welches gar keine Xylemelemente enthält, sondern nur von Theilen des Phloems gebildet wird, und zwar ist es allein der der Leitung der eiweissartigen Stoffe dienende Weichbast, welcher als Cambiform ausgebildet ist.

Gefässbündel von solch' einfachem anatomischen Bau sind in Ovulis noch nicht beschrieben worden. Meist treten echte Gefässe in den Funiculus hinein.

Der einfache Bau des Gefässbündels im Ovulum, wie er neben elativor Jacq. und officinalis Jacq. auch noch bei minima L. nachgewiesen wurde, erklärt sich durch folgende Ueberlegung: Die Gefässbündel, welche in die Placenta eintreten, verzweigen sich und geben für jedes Ovulum einen Ast ab. Wir haben also in den Gefässbündeln der Ovula die äussersten Enden der Aeste zu sehen, in welche sich die die Placenta durchziehenden Stränge getheilt haben. Nun ist es aber eine bekannte Thatsache, dass der anatomische Aufbau eines Gefässbündels in demselben Maasse sich vereinfacht, als man sich seiner Endigung nähert. Sachs[1]) be-

[1]) Lehrbuch der Botanik. IV. Aufl. Leipzig 1874. S. 115.

schreibt das sehr treffend so: »Die Endigungen der im Stamm verlaufenden Stränge finden sich gewöhnlich in den Blättern, dort verlieren sie bei abnehmender Dicke endlich alle Elemente des Xylems bis auf 1 bis 2 Schraubengefässe und endlich auch diese, die äussersten Enden dieser in dem Mesophyll der Blätter verlaufenden Stränge bestehen oft nur aus langen, engen, dünnwandigen, saftigen Zellen, aus Cambiform.«

Die Zellen der gestreckten Schicht des Endoblems erzeugen ein zweischichtiges Periblem, indem sie sich in periklinem Sinne theilen. Auf der dorsalen Seite erstrecken sich die periklinen Theilungen noch auf die untersten 3 bis 4 Zellen des äussern Integumentes, welches dort also dreischichtig ist. Die Zellen des Gewebes, das aus dem Periblem hervorgeht, sind zuletzt sehr gross, von gebogenen Wänden unregelmässig begrenzt und plasmaleer.

Die Epidermis des Funiculus, welche continuirlich in die des äussern Integumentes übergeht, ist ausserordentlich grosszellig, plasmaleer und besitzt die Beschaffenheit der Epidermiszellen des äussern Integumentes, ohne in Reihen angeordnet zu sein.

5. Die Krümmung des Ovulums.

Was Michalowski über die Krümmung der Ovula von Papaver somniferum L. sagt, gilt auch von Primula.

»Die bei der Entstehung orthotrope Samenknospe,« sagt er,[1]) »biegt sich in dem Maasse, als die beiden Integumente an dem Nucleus immer höher emporwachsen, zu einer anatropen um.« Mit diesen Worten wird uns aber nur der Vorgang geschildert, ohne den Grund desselben anzuführen. Warming[2]) führt die Krümmung der Ovula überhaupt zurück auf Theilungen von subepidermoidalen Zellen, welche nicht mehr zum Integument gehören. Dergleichen Zelltheilungen habe ich bei Pr. elatior Jacq. und officinalis Jacq. nicht beobachten können. Hier wird die Krümmung

[1]) Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Papaver somniferum L. Diss. Breslau 1881. S. 3.

[2]) l. c. p. 233.

lediglich durch die Anlage und Entwicklung des Nucellus und der Integumente hervorgebracht. Das in Bezug auf den Ovularhöker seitliche Wachsthum des Nucellus muss nothwendiger Weise eine Krümmung des entstehenden Organs bewirken, welche noch mehr erhöht wird durch die hufeisenförmige Anlage und das in demselben Sinne beschleunigte Wachsthum der Integumente. Auch der Umstand, dass die äussere Zellschicht der Integumente aus grösseren Zellen besteht, als die innern Schichten, trägt zur Krümmung des Ovulums bei.

Es ist schon hervorgehoben worden, dass durch gewisse Theilungen im innern Integumente der Embryosack eine halbmondförmige Gestalt annimmt. Wir haben bei Primula demnach kein echt anatropes Ovulum vor uns, sondern die erste Uebergangsform des anatropen Ovulums zum campylotropen.

Zusammenfassung der eigenen Untersuchungen.

Die Entwicklung der Primulaceenblüthe erfolgt in der Weise, wie sie frühere Beobachter angeben, doch ist zu bemerken, dass der Cupularfruchtknoten bei der Entstehung halbunterständig ist und erst später emporgehoben wird. Dies zeigt besonders deutlich Pr. Auricula L.

Die Ovula entstehen in linksläufigen Spiralen in grosser Menge an der freien Centralplacenta. Ein Grössenunterschied ist in den Ovularhökern der beiden heterostylen Formen noch nicht zu beobachten; später sind bei Pr. elatior Jacq. und officinalis Jacq. die Ovula der makrostylen Blüthen grösser als die der mikrostylen. Pr. minima L. zeigt diese Grössenunterschiede nicht. Die Entstehungsfolge und Entwicklung der Ovularhöker ist basipetal. Bei Pr. Auricula L., elatior Jacq. und officinalis Jacq. führen die mikrostylen Blüthen mehr Ovula als die makrostylen, während bei Pr. minima L. das Verhältniss sich umkehrt.

Der Ovularhöker geht hervor durch »Fächertheilung« aus einer subepidermoidalen Zelle. An seiner Bildung be-

theiligen sich perikline und antikline Theilungen der ersten und zweiten Schicht des Endoblems. Die Theilungen im Dermatogen sind nur antikline. Dasselbe wird durch gefördertes antiklines Wachsthum des Endoblems emporgehoben, wobei die am Scheitel des Ovularhökers gelegenen Dermatogenzellen, wo der Druck in Folge der lebhaften Zelltheilung am grössten ist, eine Zusammendrückung in periklinem Sinne erleiden. Die Zellen des Dermatogens und Endoblems besitzen antikline Wände, welche im Jugendzustande gegen die Initiale des Ovularhökers convergiren. In spätern Entwicklungsstadien erscheint der Ovularhöker auf dem Längsschnitt aus (meist 5) Zellreihen zusammengesetzt. Das Dermatogen wird von einer zarten Cuticula continuirlich überzogen und von geraden Wänden begrenzt. Das Dermatogen ist gegen das Endoblem scharf abgesetzt. In letzterem hat eine Differenzirung in Pleromund Periblem noch nicht stattgefunden. Der Ovularhöker darf nicht mit dem Nucellus identificirt werden.

Zwischen den Ovulis erhebt sich das Gewebe der Placenta, und dadurch erscheinen die Ovula in dasselbe mehr oder weniger tief eingesenkt, am meisten bei Cyclamen persicum Mill., wo eine förmliche Ueberwallung der Ovula stattfindet. Diese Emergenzen gehen hervor aus periklinen Theilungen der Zellen des Endoblems und Dermatogens und entstehen in basipetaler Folge. Die Epidermis der Emergenzen ist sehr grosszellig papillös; das grosszellige, parenchymatische Innengewebe führt Stärke.

Die Integumente und der Nucellus entstehen gleichzeitig. Ihrer Bildung geht eine radiale Streckung der äussersten Schicht des Endoblems voraus. Auf dem Längsschnitt erscheint der Ovularhöker von mehr oder weniger rechteckiger Gestalt. Der Nucellus erhebt sich an dem am weitesten nach aussen und unten gelegenen Punkte, und um ihn herum entstehen gleichzeitig mit ihm die Integumente. Sie entstehen unilateral an der Scheitelfläche des Ovularhökers und sind in der Zweizahl vorhanden. Die Entstehungsfolge der Integumente ist basipetal. Die Integumente gehen hervor aus Dermatogenzellen durch sog. Scheitel-

kantenwachsthum. Wir unterscheiden eine dorsale und ventrale Seite beider Integumente. Auf der dorsalen Seite geht auf dem Längsschnitte den Zelltheilungen eine Streckung von 2 und 3 Zellen, welche von einander durch eine Zelle getrennt sind, voraus. Die Streckung erfolgt nach 2 bestimmten Richtungen, welche nur wenig von einander abweichen. Auf der ventralen Seite ist diese Differenzirung nicht sichtbar.

Das äussere Integument geht, wie man auf dem Längsschnitt sieht, auf der dorsalen Seite hervor durch das Scheitelkantenwachsthum zweier Zellen; die ventrale Seite desselben geht hervor durch perikline und antikline Theilungen von ursprünglich (meist) 5 Zellen der basiskopen Seite des Ovularhökers (auf dem Längsschnitt). Bei der Bildung des inneren Integumentes, welches, auf der dorsalen und ventralen Seite aus 3 Zellen hervorgeht, kommen in der mittelsten meist perikline, in den beiden seitlichen schiefe Wände vor; doch giebt es Ausnahmen. Dorsale und ventrale Seite des äussern Integumentes gehen in einander über, was Querschnitte erweisen.

Die Zelle, welche auf dem Längsschnitt die ursprünglichen Anlagen beider Integumente trennt, erleidet eine Theilung im antiklinen Sinne; jede der entstandenen Zellen schliesst sich dem zunächst liegenden Integumente an.

Das äussere Integument verdickt sich nach der Spitze zu durch Theilungen parallel der Längsaxe in denjenigen Zellen, welche die jedesmalige innerste Schicht des äussern Integumentes bilden. Die Verdickung beginnt etwas unterhalb des obern Drittels der Längsaxe des Organs. Die Zellen des äussern Integumentes sind plasmareich und werden von geraden Zellwänden begrenzt, welche sich später gegen die Längsaxe des Integumentes senkrecht stellen oder in sie fallen. In späteren Stadien werden die Zellen der äussersten Schicht bedeutend grösser als die der innern. In beiden Schichten besitzen sie cubische Gestalt. Die Zellen an der Mikropyle wölben sich papillenartig nach aussen; dasselbe geschieht auch mit den Zellen, welche an der Basis der dorsalen Seite des äussern Integumentes liegen.

Von oben gesehen erscheint das äussere Integument aus Zellreihen zusammengesetzt, welche sich von der Ebene des grössten Umfangs nach der Spitze und der Basis hin in ihrer Zahl vermindern, wodurch eben die Verengung des Ovulums nach beiden Seiten erfolgt.

Das innere Integument vermehrt die Zahl der Zelllagen durch Theilungen parallel der Längsaxe des Organs auf 4 bis 5. Diese Theilungen finden in der jedesmaligen innersten Schicht des Integumentes statt. Das innere Integument ist daher bedeutend dicker, als das äussere. Dasselbe gilt von Pr. acaulis L., Auricula L. und chinensis Lindl.

Später verlängert sich die innerste Schicht des innern Integumentes senkrecht zur Richtung der Längsaxe und wird zur Grenzschicht, in welcher perikline Theilungen beobachtet wurden. Dadurch zerfallen die einzelnen Zellen in 2, bisweilen auch in 3 Zellen von gleicher Beschaffenheit. Die dies bewirkenden Wände treten zuerst auf in einer Zone, welche in der Mitte der Längsausdehnung des Nucellus liegt. Von hier aus nimmt auch die Länge der Zellen der Grenzschicht nach oben und unten stetig ab. Die Grenzschicht wurde auch beobachtet bei Pr. chinensis Lindl. und cortusioides L. und Hottonia palustris L. Bei Dodecatheon Jeffrayanum A. Gr. sind ihre Zellen dem parenchymatischen, kleinzelligen Innengewebe gegenüber so stark vergrössert, dass dieselben mit ihrer Länge die Dicke beider Integumente zusammen nicht nur zur Hälfte erreichen, sondern letztere sogar bedeutend übertreffen.

Mit den oben erwähnten Theilungen dürfen die bedeutend früher auftretenden periklinen Wände in gewissen (meist 6 auf dem Längsschnitt) Zellen der ventralen Seite nicht verwechselt werden. Durch diese wird nach aussen zu eine kleine Zelle abgeschnitten, während die betreffende Zelle der Grenzschicht zu ihrer früheren Grösse heranwächst. Indem zu beiden Seiten dieser Zellen auf dem Längsschnitt die benachbarten sich strecken, wird durch diese Reihe von Vorgängen die Krümmung des Embryosacks hervorgerufen.

Das innere Integument besteht, auf dem Längs- und Querschnitte aus parenchymatischen 5- bis 6-eckigen, plasma-

reichen Zellen, welche auf ersterem deutlich in 2 bis 3 Reihen angeordnet sind. Ihre Wände sind gerade und von zarter Beschaffenheit. Auf seiner Aussenfläche wird dieses Gewebe überzogen von einer der innern Schicht des äussern Integumentes völlig gleichen Epidermis. Die innerste Schicht ist die bereits erwähnte Grenzschicht.

Nach der Spitze zu vermehrt zwar auch das innere Integument die Zahl seiner Zelllagen, indem aber hier die Zellen schmal bleiben, divergiren auf dem Längsschnitt die Contouren des inneren Integumentes nach der Spitze zu nicht.

Die Anlage des Nucellus ist eine seitliche. Auf dem Längsschnitte heben 3 (subepidermoidale) Zellen der äussersten Schicht des Endoblems die darüber liegenden 4 bis 5 Dermatogenzellen empor und drücken sie zusammen. Das Dermatogen theilt sich nur antiklin. Die mittelste der 3 erwähnten Zellen verdrängt durch überwiegendes Wachsthum die sie umgebenden Zellen, welche später, sowie auch die Epidermis vollkommen resorbirt werden. Die Resorbtion der Epidermiszellen erfolgt basipetal. Die Mutterzelle des Embryosacks erscheint in 2 und später in 4 Zellen getheilt durch Querwände von besonderer Dicke und starkem Lichtbrechungsvermögen. Die unterste der 4 Tochterzellen drückt ihre darüberliegenden 3 Schwesterzellen zusammen, welche schliesslich nur noch eine stark lichtbrechende Kappe auf dem fertigen Embryosack bilden. Derselbe besitzt eine halbmondförmig gelegene Spindelform, 2 Synergiden, eine Eizelle, einen kleinen »vegetativen« Kern und 3 Antipoden. Die Bildung des Embryosacks erfolgt also nach den Angaben von Strasburger.

Der Funiculus entsteht aus dem ursprünglichen Ovularhöker. Mit der Streckung der Zellen der äussersten Schicht des Endoblems beginnt die Differenzirung in Plerom und Periblem. Die Zellen innerhalb der gestreckten Schicht wandeln sich in ein Gefässbündel um, welches der Xylemelemente gänzlich entbehrt und nur aus Cambiform besteht. Es endigt direct am Embryosack. Die gestreckten Zellen erzeugen, indem sie sich noch einmal periklin theilen, ein zweischichtiges Periblem, aus dem schliesslich ein gross-

zelliges, plasmaleeres Gewebe hervorgeht. Die grosszellige Epidermis geht ununterbrochen in die äussere, gleichgestaltete Zelllage des äussern Integumentes über. Das Ovulum ist nicht rein anatrop, sondern bildet den ersten Uebergang zum campylotropen Ovulum. Die Krümmung wird hervorgerufen 1) durch die seitliche Entstehung des Nucellus, 2) die hufeisenförmige Anlage und das in demselben Sinne beschleunigte Wachsthum der Integumente. In zweiter Linie nimmt daran auch Theil die stärkere Vergrösserung der Zellen der äusern Zelllage der Integumente.

Die in der vorangehenden Arbeit angeführten eigenen Untersuchungen wurden im pflanzenphysiologischen Institute des Herrn Prof. Dr. Cohn ausgeführt. Für die liebenswürdige Unterstützung, die Herr Prof. Cohn mir während der ganzen Zeit meines Arbeitens im genannten Institute zu Theil werden liess, fühle ich mich ihm zum tiefsten Danke verpflichtet.

Herr Geheimrath Prof. Dr. Göppert stellte mir mit seltener Bereitwilligkeit seine reichhaltige Bibliothek zur Verfügung; Herr Kunstgärtner E. Junger in Breslau versorgte mich mit werthvollem Material und Literatur; ersteres überliess mir auch mit dankenswerther Liebenswürdigkeit Herr Schlossgärtner Kühnau in Damsdorf.

Allen den genannten Herren erlaube ich mir meinen herzlichen Dank zu sprechen.

Lebenslauf.

Ich, Ferdinand Pax, Sohn des Schichtmeisters Pax und dessen Ehefrau Elisabet, bin geboren am 26. Juli 1858 zu Königinhof in Böhmen. Ich bezog die Stadtschule in Schatzlar in Böhmen und im Jahre 1870 die Realschule I. Ord. in Landeshut in Schlesien, welche ich Ostern 1879 mit dem Zeugnisse der Reife verliess, um mich auf der Universität Breslau dem Studium der Naturwissenschaften und Mathematik zu widmen. Ich hörte Vorlesungen der Herren Professoren und Docenten:

Auerbach, Ferd. Cohn, Dilthey, Dorn, Freymond, Galle, Göppert, Grube †, Koerber, Liebisch, Löwig, Meyer, Partsch, Poleck, v. Richter, Roemer, Rosanes, Schneider, Schröter, Weber.

Ich arbeitete praktisch 4 Semester im pflanzenphysiologischen Institute des Herrn Prof. Cohn, mehrere Semester im mineralogischen Museum des Herrn Geheimrath Roemer und ein Semester im zoologischen Museum des verstorbenen Herrn Staatsrath Grube.

Allen den genannten Herren, insbesondere aber den Herren Professoren Cohn, Göppert, Liebisch und Roemer, spreche ich hiermit meinen herzlichsten Dank.

Thesen.

1. Die Lodiculae der Gräser sind nicht als Perigonialblätter, sondern als zwei die Distichie der Spelzen fortsetzende Vorblätter zu betrachten.
2. Bei der Anlage von Organen erfolgt die Differenzirung der Gewebe zuerst in Dermatogen und Endoblem; erst später differenzirt sich letzteres in Periblem und Plerom.
3. Die Characeen gehören zu den Bryophyten.
4. Die nordischen Geschiebe der norddeutschen Ebene sind auf schwimmenden Eisbergen an ihren jetzigen Fundort gelangt.